Colloques phytosociologiques	XIII	Végétation et Géomorphologie	Bailleul 1985

ANALYSE CONCRETE ET THEORIQUE DES RELATIONS A DIFFERENTS NIVEAUX DE PERCEPTION PHYTOECOLOGIQUE ENTRE VEGETATION FORESTIERE ET GEOMORPHOLOGIE DANS LE JURA NORD-OCCIDENTAL

par François GILLET

Laboratoire de Taxonomie expérimentale
et de Phytosociologie
Faculté des Sciences de l'Université de
Franche-Comté, La Bouloie, Route de Gray
F-25030 BESANCON CEDEX

RESUME

A partir de trois transects réalisés selon une méthodologie originale à différentes échelles dans des paysages forestiers du Jura, l'auteur analyse les variations de la végétation en rapport avec la géomorphologie.

Il met en évidence une correspondance entre les seuils géomorphologiques et les discontinuités phytosociologiques à trois échelles de perception phytoécologique : celui de la "synusie" (sensu BARKMAN, 1973), celui de la phytocoenose (sensu GUINOCHET, 1973) et celui de la géosigmassociation, correspondant à des niveaux de complexité croissants.

Après avoir défini d'un point de vue analytique l'individu d'association par rapport à ces trois niveaux de perception fondamentaux, il présente une structuration des concepts phytosociologiques basée sur un principe d'intégration. Il propose le terme de "coenassociation" pour désigner le concept correspondant à la notion concrète de phytocoenose, de niveau intermédiaire entre l'association et la sigmassociation.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser analysiert Unterschiede der Vegetation in Abhängigkeit von der Geomorphologie anhand dreier Transekte in Waldlandschaften des Jura. Die dabei angewandte eigenständige Methodik kombiniert mehrere Betrachtungsebenen.

Entsprechungen zwischen geomorphologischen Übergängen und pflanzensoziologischen Kontinuitätsbrüchen sind auf drei verschiedenen Wahrnehmungsebenen nachzuwiesen : Synusie (sensu BARKMAN, 1973), Phytozönose (sensu GUINOCHET, 1973) und Geosigmetum. Diese stellen Abstufungen zunehmender Komplexität dar.

Auf analytischer Grundlage definiert Vf. das Assoziationsindividuum (Einzelbestand) in Bezug auf die besprochenen drei Wahrnehmungsebenen. Darauf aufbauend stellt er ein auf dem Integrationsprinzip beruhendes phytosoziologisches Begriffsgebäude vor. Er führt den Ausdruck "Coenassociation" als abstrakte Einheit zur Bezeichnung einer konkreten Phytozönose ein. Dieser Begriff steht zwischen der Assoziation und der Sigmassoziation.

1. INTRODUCTION

Le Jura se prête remarquablement à l'étude de l'influence de la morphologie karstique sur le déterminisme des groupements végétaux. De nombreux travaux phytosociologiques régionaux (*) ont souligné les liens étroits qui relient le contexte géomorphologique à la distribution des associations végétales.

Ceux qui ont traité de la végétation forestière se sont généralement placés à une échelle de perception "moyenne" du paysage, i.e. celle qui correspond aux conditions de répartition des associations forestières décrites (zones d'éboulis, fonds de vallons,...). Peu d'auteurs ont envisagé le problème phytosociologique des discontinuités géomorphologiques à un niveau inférieur (ou "interne") à celui de l'individu d'association forestière (cf. le cas des lapiaz), ou à un niveau supérieur (grands ensembles géomorphologiques : reculées, plateaux, vallées,...); on se limite généralement à quelques remarques générales et schématiques.

L'introduction de la dimension paysagère grâce aux concepts naissants de la symphytosociologie a permis à BEGUIN et HEGG (1975, 1976) de décrire, dans le Jura suisse, trois grandes géosigmassociations, puis à GEHU J. et J.M. (1978) un certain nombre de sigmassociations dans le Jura français. Cette innovation remarquable permet d'aborder l'étude de la végétation à une échelle plus vaste que celle de l'association, à l'aide d'une méthodologie appropriée.

Dans le cadre d'un travail de thèse en cours, consacré aux phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental, j'ai ressenti l'intérêt d'envisager conjointement les différents niveaux de perception entre celui de la population et celui de la géosigmassociation, afin notamment de préciser davantage les niveaux "association" et "phytocoenose".

La présente contribution se présente donc comme une réflexion théorique à partir de cas concrets -(dont l'analyse plus détaillée sera développée dans le cadre de mon mémoire de thèse) et ne prétend bien sûr en aucune façon constituer une analyse exhaustive des relations géomorphologie-végétation dans la région considérée. Toutefois, il n'est pas inutile d'en tracer le cadre géomorphologique et phytosociologique.

2. CADRES GEOMORPHOLOGIQUE ET PHYTOSOCIOLOGIQUE SOMMAIRES

2.1. Géomorphologie

La figure 1 représente un schéma géomorphologique de la partie nord-ouest du Jura français dans laquelle ont été effectués les trois transects commentés dans le § 3.

Rappelons que l'on peut distinguer trois structures majeures au niveau de cette région du Jura externe :

- des plateaux calcaires, structures tabulaires à léger pendage SE - NW, peu altérés par la tectonique, où affleurent les calcaires et marnocalcaires du Jurassique moyen et supérieur ; les dépôts su-

(*) Parmi eux, citons : MOOR (1952), TRONCHET (1955), BEGUIN (1970), RICHARD J.L. (1970, 1975), GEHU, RICHARD J.L.& TÜXEN (1972), SCHMITT & GAIFFE (1980), GILLET & MICHALET (1984)

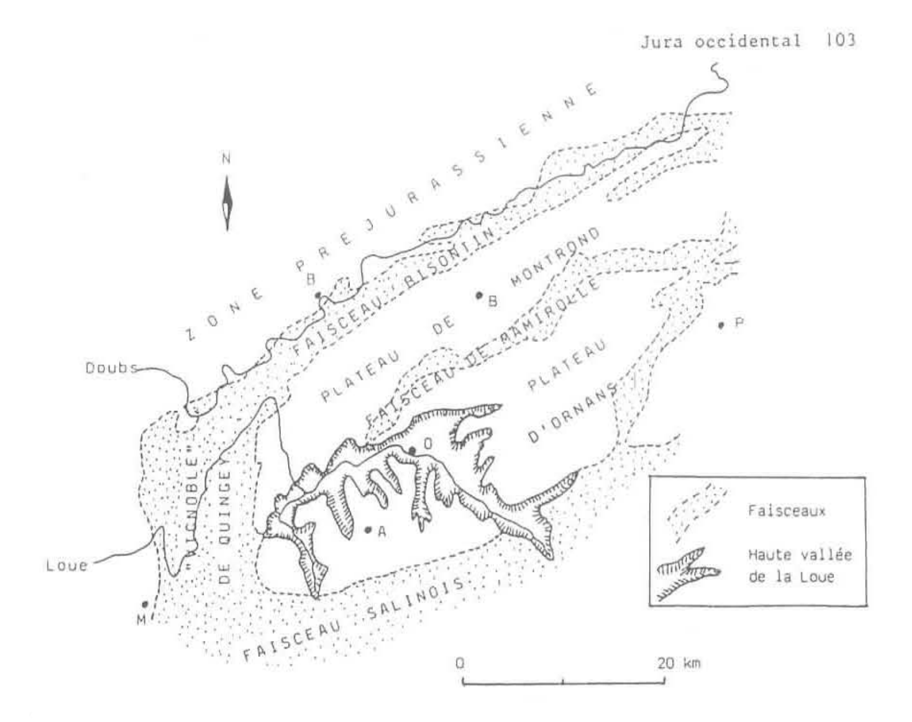


Figure 1 : Les grandes unités géomorphologiques du Jura nord-occidental

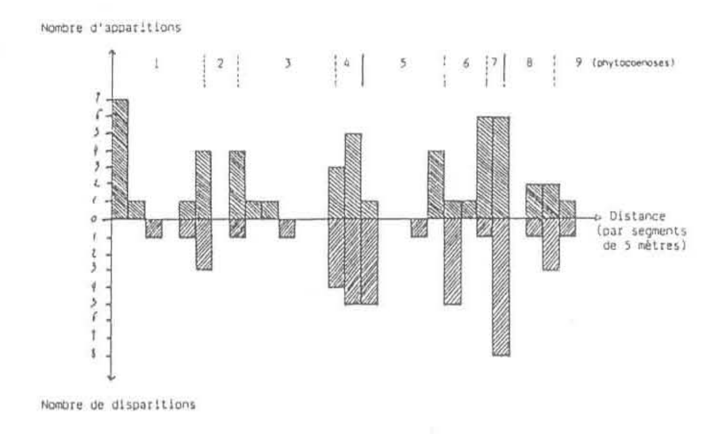


Figure 2 : Apparitions et disparitions des "synusies" le long du transect C

perficiels sont rares et peu épais (terra fusca, limons) ;

- des "faisceaux", correspondant à des zones plissées et faillées bordant les différents gradins des premiers plateaux jurassiens ;

- des vallées, peu nombreuses et encaissées, dont certaines entaillent profondément les plateaux et les faisceaux (Loue, Dessoubre, Doubs).

A plus grande échelle, on note certains éléments caractéristiques de la morphologie karstique :

- Les reculées, éléments caractéristiques du paysage des plateaux du Jura central, correspondent à des gorges assez courtes se terminant vers l'amont par un cirque entouré de falaises calcaires abruptes, surplombant des couches marneuses formant talus et plus ou moins recouvertes d'éboulis cryoclastiques. L'origine des reculées est complexe et fait intervenir des phénomènes tectoniques et surtout, d'après CAMPY (1982), d'érosion glaciaire (*) et postglaciaire (action des agents atmosphériques).

- Les lapiaz sont des zones où le calcaire diaclasé affleure à la surface du sol en formant des bancs rocheux séparés par des sillons profonds et plus ou moins ouverts ; les lapiaz sont fréquents sur les plateaux, ainsi qu'au sommet de certaines pentes des faisceaux.

- les dolines sont des dépressions décamétriques circulaires ou ovales, à pente raide, fréquentes sur les plateaux de calcaire dur non tectonisés, en relation avec le réseau de circulation karstique. On peut distinguer plusieurs types de dolines selon leur morphologie et leur degré d'évolution. Les plus fréquentes sont des dolines dissymétriques : le versant nord entame les bancs rocheux de calcaire dur qui affleurent en formant une microfalaise irrégulière, tandis que le flanc sud est moins pentu et recouvert de colluvions hétérogènes. Cette dissymétrie serait d'origine climatique.

2.2. Végétation forestière

Peu de travaux phytosociologiques concernent la végétation forestière des premiers plateaux de la région de Besançon (**). Nous nous limiterons à un schéma synsystématique sommaire et provisoire du point de nos connaissances.

Le gradient altitudinal N-S et W-E impose des modifications sensibles du climat et de la végétation.

(*) La répartition des reculées "externes" entre Ornans et Lons-le-Saunier coïncide avec la zone d'oscillation de la bordure de la calotte glaciaire rissienne.

(**) IMCHENETZKY (1926), GUENAT (1980), BAILLY (1982), GILLET & MICHALET (1984), DUBURGUET & GILLET (1985)

Le faisceau bisontin (altitude 250-550 m), prolongeant vers l'est le "Vignoble" de Quingey le long de la vallée du Doubs, se caractérise par une nette opposition de versants :

- les versants sud sont occupés par des chênaies-charmaies plus ou moins thermophiles du *Daphno-Carpinenion* Rameau 81, voire des chênaies pubescentes (*Quercion pubescenti-petraeae* Br.Bl.32) ;

- les versants nord, plongeant dans la vallée du Doubs, abritent surtout des hêtraies (*Tilio-Fagetum* Moor 52) et des érablières (*Phyllitido-Aceretum* Moor 52) ;

Le plateau de Montrond (altitude 300-450 m) constitue le premier gradin des premiers plateaux dans la région de Besançon. C'est le domaine des chênaies-charmaies du *Carpinion betuli* (*Scillo-Carpinetum* Rameau 74, race "jurassienne", forme collinéenne ; *Poo chaixii-Carpinetum* Oberd.57, race "jurassienne", forme collinéenne), et plus rarement des chênaies acidophiles (*Fago-Quercetum* Tx.55).

Le Plateau d'Ornans et la zone plissée de Mamirolle (altitude 450-800 m) constituent le deuxième palier, au NW du rebord du deuxième plateau. La végétation forestière, très diversifiée, comprend des groupements du *Carpinion* (*Scillo-Carpinetum* et *Poo chaixii-Carpinetum* dans des formes submontagnardes de la race "jurassienne") et du *Fagion* (*Milio-Fagetum* Seibert 54, *Carici-Fagetum* Moor 52 - aux abords des reculées -, *Elymo-Fagetum* Kuhn 37 - sur les crêtes les plus élevées -) sur les plateaux proprement dits, et une grande variété d'associations du *Fagion* (*Dentario-Fagetum* (Moor 52) Th. Müll. 66, *Tilio-Fagetum*, *Taxo-Fagetum* Moor 52, *Carici-Fagetum*), du *Tilio-Acerion* (*Phyllitido-Aceretum*, *Aceri-Tilietum* Fab.36, *Arunco-Aceretum* Moor 52), du *Quercion pubescenti-petraeae* (*Coronillo emeri-Quercetum pubescentis* Först.79) et du *Carpinion* sur les pentes des faisceaux et des reculées. Le fond des reculées est généralement occupé par un "*Aceri-Fraxinetum*" auct. dont le statut phytosociologique est très discuté.

3. ANALYSE DE TROIS SYSTEMES GEOMORPHOLOGIQUES

3.1. Méthodologie

La méthodologie appliquée ici s'appuie sur des conceptions inspirées par l'"approche synusiale" développée par BARKMAN (1973). Les objets d'étude élémentaires sont des communautés relativement restreintes (sociologiquement et écologiquement) considérées comme les éléments constitutifs essentiels des phytocoenoses que nous appellerons provisoirement "synusies" (*). Nous discuterons ultérieurement (§ 4) sur la nature des notions de synusie, association, phytocoenose. Je me bornerai ici à décrire succinctement la méthode utilisée, sans développer l'argumentation me permettant de justifier une telle façon de faire, qui ne peut trouver sa place ici et que le lecteur pourra analyser en détail dans mon mémoire de thèse.

(*) Nous emploierons dans les paragraphes suivants le terme de "synusie" dans le sens de la définition de BARKMAN (1973) (cf. § 4.1) pour désigner à la fois l'objet concret ("society" de BARKMAN) et le concept.

L'analyse de la végétation selon cette méthode nécessite deux phases successives :

- Dans la première phase, on "décortique" les groupements végétaux rencontrés dans les différentes phytocoenoses forestières. Des relevés séparés sont effectués au niveau des différentes strates et microhabitats, en adaptant la surface du relevé à l'aire minimale des communautés considérées (qui dépend elle-même de la taille et l'encombrement - l'"espace vital" au sens de GOUNOT (1969) - des végétaux constitutifs). La délimitation des relevés fait intervenir le critère d'"homogénéité floristique" en premier lieu, mais s'appuie également sur des critères structuraux (stratification, "pattern", formes biologiques dominantes) et écologiques (mode d'exploitation de l'habitat, microhabitats) (*).
La comparaison floristique qualitative par la technique des tableaux phytosociologiques de ces relevés aboutit à la définition d'un synsystème des "synusies intraforestières". J'ai pu ainsi décrire (**) :

- des "synusies" arborescentes, arbustives et herbacées de phanérogames et cryptogames vasculaires ;
- des "synusies" de cryptogames épigéiques (terricoles et humicoles) ;
- des "synusies" de cryptogames épiphytiques et épilithiques.

Pour les groupements cryptogamiques, je me suis limité aux communautés essentiellement bryophytiques.

- Dans la deuxième phase, on retourne sur le terrain et on étudie la répartition des différentes "synusies" décrites à l'intérieur des phytocoenoses : on relève alors, dans une phytocoenose "globalement homogène", la liste quantifiée des "synusies" (ou fragments de "synusies") représentées localement, selon une méthodologie mise au point pour les sigmassociations (TÜXEN, 1973). La comparaison de tels relevés aboutit à la définition de "types de phytocoenoses" (***).
Une méthode originale d'échantillonnage linéaire permet d'objectiviser l'appréhension, parfois délicate, de l'"homogénéité globale" d'une phytocoenose et de la délimiter par rapport aux phytocoenoses adjacentes : le long d'un transect linéaire orienté, des parcelles contiguës de surface fixée (10 x 20 m = 200 m²) sont délimitées ; on dresse l'inventaire des "synusies" représentées à l'intérieur de chacune d'elles, et on repère linéairement le seuil d'apparition ou de disparition de chaque "synusie". En fonction de l'apparition et de la disparition simultanées de plusieurs "synusies" le long du transect, on peut mettre en évidence les coupures (et les transitions) entre phytocoenoses. Ces coupures et transitions peuvent être analysées graphiquement : la figure 2 est un exemple de représentation graphique des discontinuités, basée sur l'apparition et la disparition des "synusies" le long du transect C (voir commentaire au § 3.4).

(*) Dans la pratique, il est très difficile de dissocier ces différents critères qui sont appréhendés globalement - plus ou moins consciemment - par le phytosociologue, en tenant compte de son expérience et de son sens de l'observation.

(**) Les catégories suivantes, basées sur l'écologie et la taxonomie ne présument pas des coupures synsystématiques, déduites uniquement de la composition floristique qualitative.

(***) que nous appellerons plus tard (§ 4.4) "coenassociations"

Trois exemples de transects, réalisés à des échelles de plus en plus petites, permettront de nous éclairer sur l'influence de la géomorphologie sur l'apparition des discontinuités dans la végétation au niveau des "synusies" et au niveau des phytocoenoses.(*)

3.2. Transect A : au niveau d'une érablière (figure 3)

Ce premier transect est entièrement inclus à l'intérieur d'un "individu d'association forestière" du *Phyllitido-Aceretum* Moor 52. Il provient de la région proche de Besançon (Montfaucon, La Malate, Côte d'Arbois, altitude 380 m), sur le versant nord du faisceau bisontin entamé par la vallée du Doubs.

A une échelle approximative du 50e, j'ai représenté de façon schématique la répartition des "synusies" en fonction de la microtopographie le long d'un transect englobant la base (intraforestière) de la falaise et la pente d'éboulis grossiers et irréguliers sous-jacente.

On peut tenter d'appréhender les discontinuités floristiques et écologiques en se plaçant au niveau de perception des différentes catégories de végétaux entrant dans la constitution des "synusies".

Si on se place d'abord au niveau de la "strate muscinale" (**), on constate qu'il est possible de décrire une dizaine de communautés nettement distinctes et bien caractérisées, dont je n'ai représenté ici que les principales et les plus recouvrantes. La plupart d'entre elles correspondent à des "synusies" saxicoles d'épilithes, d'exochomophytes et de chasmophytes, par ailleurs souvent décrites dans la littérature récente comme des associations :

- Le *Cirriphylletum vaucheri* Poelt 54 se développe essentiellement à la partie supérieure des blocs en relief (surfaces planes ou peu inclinées) ;
- Le *Thamnietum alopecuri* Gams 27 préfère par contre les parois verticales ombragées et humides : dominant à la base de la falaise, il se rencontre également sur les blocs éboulés en contrebas ;
- Le *Neckero-Anomodontetum viticulosi* (Gams 27) Szafran 55, plus localisé, se rencontre sur les parois calcaires verticales, dans des conditions moins hygrophiles que le *Thamnietum alopecuri*, ainsi qu'à la base des troncs d'arbres de gros diamètre ;
- L'*Encalypto streptocarpae-Fissidentetum cristati* Neumayr 71 est un groupement de chasmophytes installé dans les fissures des rochers calcaires ombragés.

(*) Nous situerons plus tard le niveau de l'association (§§ 4.2 et 4.4).

(**) Nous nous intéresserons ici uniquement à la végétation liée au substrat de l'érablière (éboulis, blocs rocheux, base de la falaise), en laissant de côté les communautés épiphytiques et saprolignicoles.

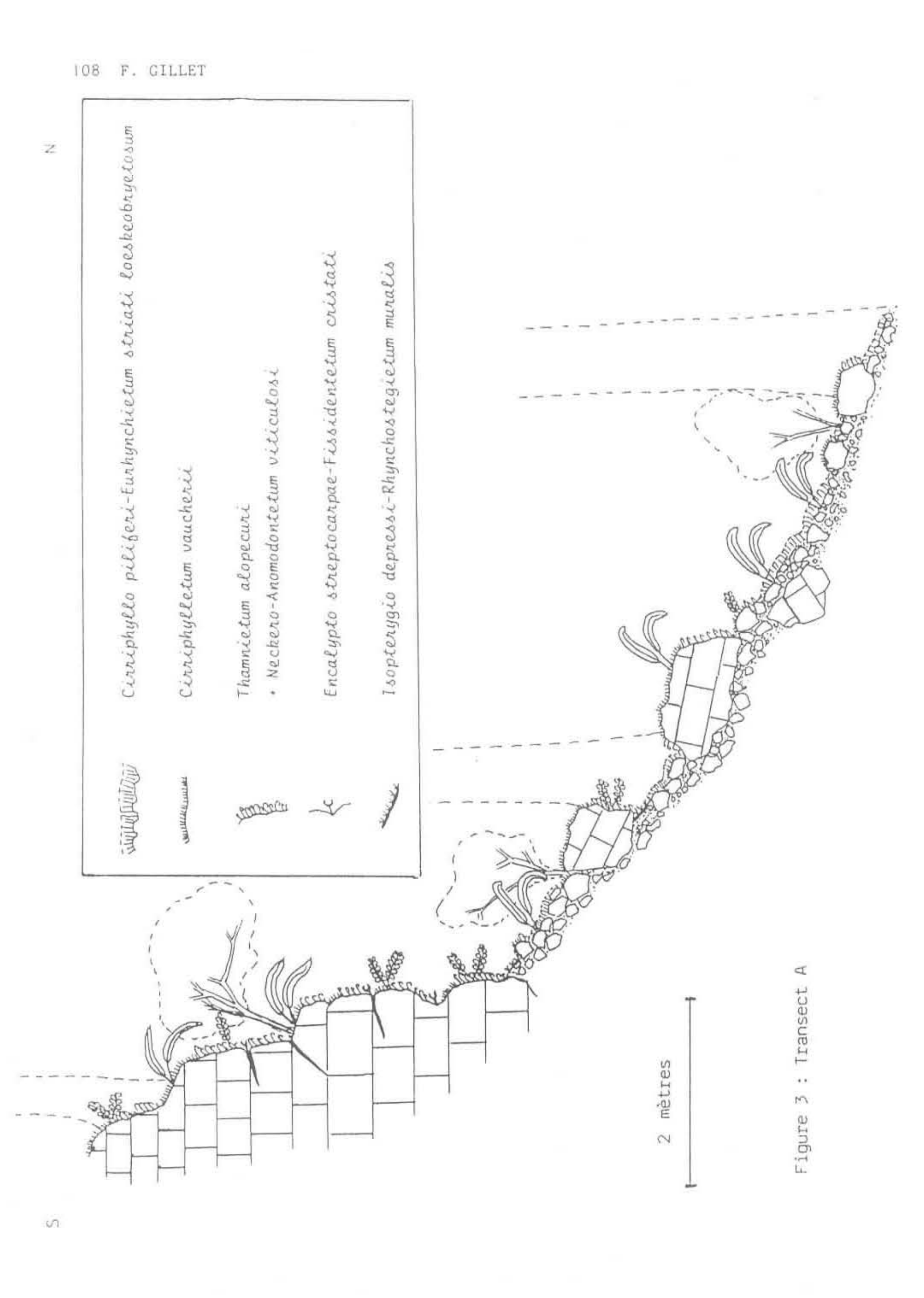


Figure 3 : Transect A

En dehors de ces associations épilithiques, d'autres "synusies" sont liées à des substrats légèrement plus humicoles ou terricoles :

- Le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum* prov. est très recouvrant et tend à envahir les éboulis plus ou moins mobiles à granulométrie moyenne (décimétrique) ; il est constitué de grandes pleurocarpes (bryochamaephytes). Son déterminisme est pour une grande part "endogène" (accumulation d'humus lié au couvert forestier) ;

- L'*Isopterygio depressi-Rhynchostegietum muralis* prov. formé de petites mousses à rameaux aplatis s'installe sur les petites pierres plates au ras du sol, plus ou moins recouvertes d'une fine pellicule argileuse.

On remarque qu'au niveau de la distribution de ces synusies muscinales, la microtopographie joue un rôle discriminant fondamental, lié à :

- la taille et la forme des cailloux (caractère granulométrique de l'éboulis, très hétérogène dans cette station) ;

- la position par rapport à la surface du sol (en relief, au ras du sol,...) ;

- l'inclinaison du substrat lithique (parois verticales ou subverticales, surfaces horizontales ou peu inclinées ...) ;

- La présence de creux ou de fissures où s'accumulent des matériaux argileux et de l'humus.

Le tapis végétal, et donc le milieu, à l'échelle de ces communautés, apparaît donc fondamentalement hétérogène, formé d'une mosaïque complexe, mais répétitive, d'origine à la fois "exogène" (liée à des variations du milieu physique) et "endogène"(influencée par les modifications du milieu conditionnées par le couvert forestier)(*), de microbiotopes entretenant des "microcommunautés" essentiellement muscinales.

Au niveau de la strate herbacée, on observe également une certaine hétérogénéité, bien que les variations soient à la fois moins nombreuses et moins tranchées qu'en ce qui concerne la strate muscinale.

En effet, on peut distinguer deux "synusies" différentes :

- La première est bien connue et a son optimum à la base de la falaise (parois subverticales, fissures), mais se retrouve, à l'état dispersé et plus ou moins fragmentaire dans l'éboulis sous-jacent ; il s'agit de l'*Asplenio-Cystopteridetum* Oberd.49, association rupicole sciaphile riche en petites fougères, fortement liée aux conditions de l'érablière.

- La seconde a son optimum dans l'éboulis mobile grossier et irrégulier, mais se rencontre également à la surface des blocs, sur la falaise (replats, surplombs,...) ; liée à la présence d'humus carbonaté, cette "synusie à *Phyllitis scolopendrium* et *Mercurialis perennis*" constitue le fond de la strate herbacée de l'érablière.

(*) Voir GOUNOT (1969)

Son caractère "endogène" semble plus affirmé que celui de l'*Asplenio-Cystopteridetum*.

Enfin, au niveau des strates ligneuses, l'hétérogénéité du milieu n'est plus du tout apparente : les discontinuités écologiques liées à la microtopographie conditionnant les strates inférieures sont ici englobées dans l'espace vital de ces végétaux de grande taille, qui ne les perçoivent pas en tant que telles.
Tout au plus, on constate une plus grande "difficulté" dans la colonisation de la falaise ou des gros blocs éboulés, mais sans que la composition qualitative de la végétation arborescente et arbustive ne soit modifiée par ces éléments.

Il est possible d'identifier une "synusie arbustive à *Sambucus nigra* et *Corylus avellana*", ainsi qu'une "synusie arborescente à *Tilia platyphyllos* et *Acer pseudoplatanus*".

Au niveau de ces "synusies" phanérophytiques, on peut dire que le milieu, et par voie de conséquence, les communautés, sont homogènes dans la dimension horizontale, et cette homogénéité se surimpose à l'"homogénéité globale" ou "macrohomogénéité" de la phytocoenose ou, si l'on préfère, de l'individu d'"association forestière".

A l'issue de l'analyse, purement descriptive, de ce premier exemple, on perçoit toute la difficulté et l'ambiguité de l'utilisation des notions de "synusie", "individu d'association", phytocoenose". Nous aurons l'occasion d'y revenir en détail plus loin (§ 4). Essayons malgré tout d'interpréter la végétation de l'érablière que nous venons de décrire, selon l'attitude "orthodoxe".
La question est de savoir comment délimiter l'individu d'association forestière dans le cas présent.
Rappelons que, selon une conception actuellement largement partagée par les phytosociologues de l'Ecole sigmatiste (*), l'individu d'association forestière doit inclure tous les végétaux "enracinés" dans le sol forestier (strates arborescente, arbustive et herbacée), ainsi que la strate muscinale humicole (supposée climacique), à l'exclusion de la végétation des troncs, branches, bois pourrissants, cailloux, et autres "éléments d'hétérogénéité", qui sont liés à un biotope particulier à l'intérieur de la forêt et qui, en conséquence, constituent des associations séparées (parfois appelées "associations dépendantes"). → voir notion d'enclave (Lemée)
On se base donc sur des considérations écologiques et dynamiques, tout en négligeant les critères structuraux, pour choisir les éléments qui font partie de l'association forestière et éliminer ceux qui n'en font pas partie.
Dans le cas qui nous intéresse ici, l'application de ces principes est délicate :

- Comment va-t-on choisir et délimiter la "strate muscinale" de notre individu d'association forestière et la distinguer des différentes "associations dépendantes" ? Il n'y a pas à proprement parler, parmi les "synusies" précédemment décrites, de véritable communauté purement humicole , dans un tel contexte d'éboulis mobiles. Toutefois, mais ce choix est discutable, on peut considérer que ce qui a été décrit précédemment comme le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum* répond aux critères écologique (caractère humicole plus ou moins marqué) et dynamique (caractère "climacique" déduit de son déterminisme à dominance "endogène") exigés.
En pratique, les tableaux phytosociologiques de la littérature montrent que le phytosociologue, en général, sélectionne pour son relevé les "grosses espèces forestières" bien caractéristiques (*Eurhynchium striatum*, *Mnium undulatum*, *Loeskeobryum brevirostre*...).

- Le deuxième problème est lié à la strate herbacée : comme nous l'avons vu, les discontinuités y sont peu apparentes et on est tenté de tout intégrer dans le même relevé (les fougères de l'*Asplenio-Cystopteridetum* figurent en bonne place parmi les caractéristiques et différentielles du *Phyllitido-Aceretum* !).
Une attitude plus prudente et plus sélective - plus moderne aussi - visera à éliminer de la surface à relever la base de la falaise, ainsi que les blocs supportant des lambeaux d'*Asplenio-Cystopteridetum* ; en pratique, cela revient souvent à éliminer systématiquement du relevé les espèces de l'*Asplenio-Cystopteridetum* (on peut toujours considérer un caillou portant *Asplenium trichomanes* comme un bloc, élément d'hétérogénéité du milieu, et l'écarter du relevé).

Une conséquence plutôt fâcheuse, à mon avis, de cette façon de faire, est de décrire par cette méthode une érablière qui est tellement "épurée" de ses "éléments d'hétérogénéité" qu'elle n'est plus qu'une image très partielle et partiale de la réalité de la phytocoenose : l'image d'une érablière "idéalisée", floristiquement homogène, dépourvue de gros blocs, sur éboulis moyens stabilisés recouverts d'une couche d'humus ! Or les éboulis mobiles, liés fonctionnellement à la falaise calcaire, la présence de blocs irréguliers d'importance variable ne sont-ils pas les caractéristiques écologiques essentielles des stations de l'érablière à scolopendre ?

Autre inconvénient, on ne tient aucun compte, selon cette conception, des différences de "sensibilité écologique" des différentes strates aux variations géomorphologiques fines (microtopographie), qui déterminent des différences d'homogénéité floristique d'une strate à l'autre. On est amené à négliger les discontinuités apparentes des strates inférieures ("nivellement par le haut" de la perception de l'homogénéité floristique et écologique).

D'autre part, et cette dernière objection me semble plus fondamentale encore, on privilégie artificiellement, sur des bases écologiques et dynamiques discutables, certains aspects de la composition floristique du sous-bois : la différence entre le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum* et le *Cirriphylletum vaucherii* est-elle si fondamentale pour justifier deux concepts différents (simple strate muscinale d'une association forestière dans un cas, et association cryptogamique dépendante dans l'autre) ?

Avant de tenter de répondre à ces questions, prenons un peu de recul en élargissant notre échelle de perception phytoécologique.

3.3. Transect B : au niveau d'une portion de plateau calcaire (figure 4)

Ce transect (échelle approximative 200e) concerne une portion du plateau de Montrond (Tarcenay, Bois l'Essart, altitude 470 m) ; il recoupe une doline et une zone de lapiaz à l'intérieur d'un plateau de calcaire

(*) Voir par exemple TUXEN, V. HUBSCHMANN & PIRK (1957)

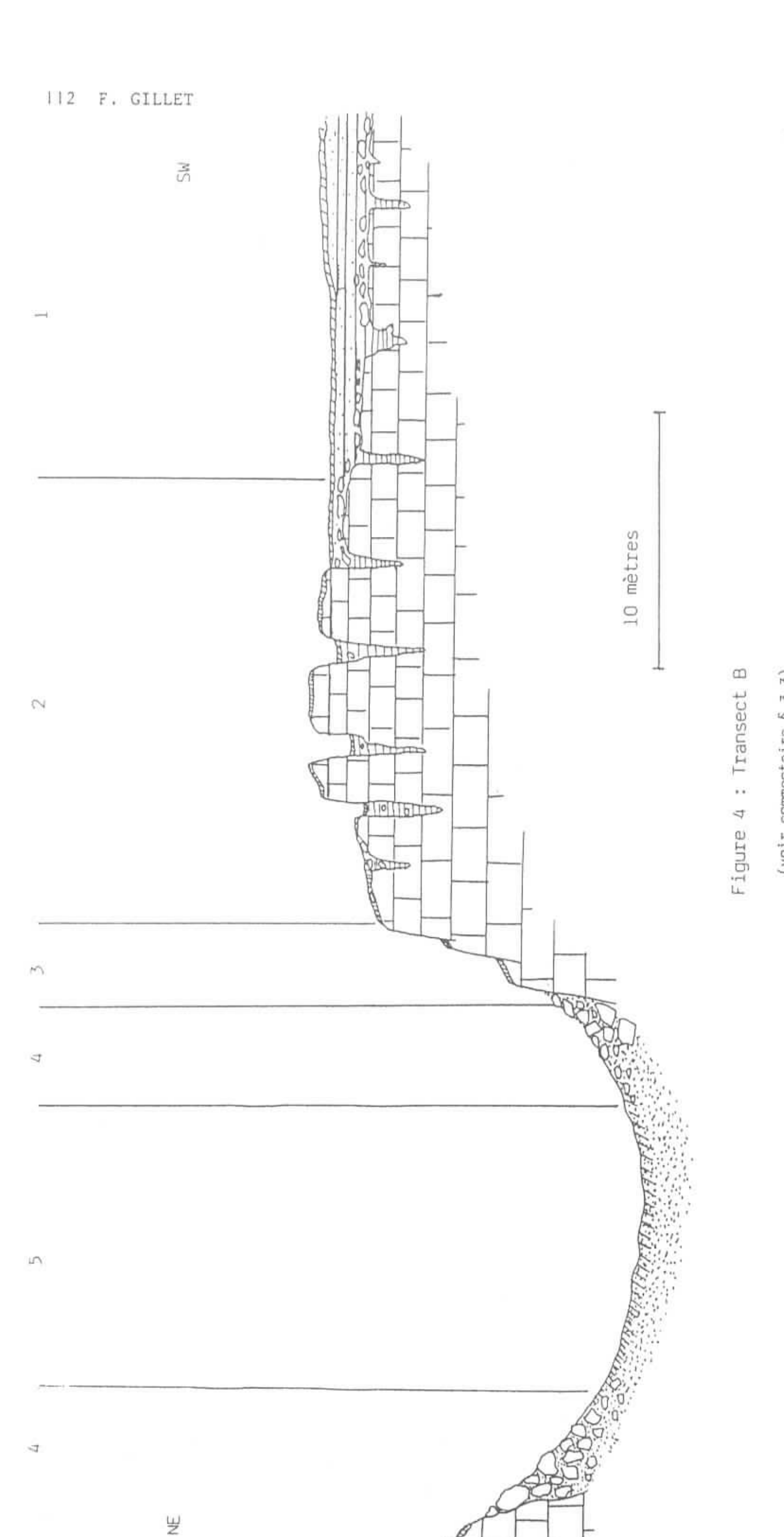


Figure 4 : Transect B

(voir commentaire § 3.3)

compact du Bathonien, plus ou moins recouvert de terra fusca.

Le schéma présenté synthétise les résultats d'un relevé méthodique de la végétation selon la méthode d'échantillonnage linéaire présentée au § 3.1.

Les coupures correspondent aux limites entre les différentes phytocoenoses qui se succèdent le long du transect, définies, je le rappelle, à partir de l'apparition et de la disparition simultanées d'un nombre significativement important de "synusies" (*), donc sur des bases purement phytosociologiques (intégration des données floristiques).

Il est frappant de constater que les coupures phytosociologiques entre phytocoenoses coïncident rigoureusement avec les discontinuités de la géomorphologie, à une échelle moyenne de perception phytoécologique. En effet de droite à gauche, on distingue :

N°1 : Une chênaie-charmaie-hêtraie à strate arbustive calcicole et à strate herbacée acidocline mésophile (avec *Carex umbrosa*, *Carex montana*, *Luzula pilosa*...). Les "synusies" muscinales sont peu nombreuses : cinq groupements épiphytiques et deux groupements terricoles-humicoles ; quelques rares pierres plates au ras du sol permettent l'installation de l'*Isopterygio-Rhynchostegietum* (seule association épilithique de la phytocoenose).
Cette première phytocoenose occupe la surface du plateau recouverte d'une couche plus ou moins épaisse d'argiles de décarbonatation, enrichies çà et là de limons.
Le sol (de type brun mésotrophe) repose sur une dalle de calcaire bathonien dont la surface est accessible pour les racines des arbres et arbustes, alors que les horizons supérieurs légèrement décalcifiés expliquent le caractère général acidocline des strates muscinale et herbacée. (**)

N°2 : Une chênaie-charmaie peu élevée, localisée sur un lapiaz, structure géomorphologique fréquente aux abords des dolines.
Sous un couvert arborescent et arbustif homogène, à caractère calcicole et légèrement xérophile, les strates herbacée et muscinale sont par contre très diversifiées. Ce caractère est dû à l'existence d'une mosaïque typique de trois compartiments écologiques (géomorphologiques) fondamentalement différents et pourtant indissociables :
1) des dalles calcaires horizontales recouvertes d'un sol "lithocalcique" très superficiel, essentiellement formé d'un humus noir ("xéromoder calcique") ;
2) des parois calcaires verticales ;
3) des fissures plus ou moins larges et "ouvertes", remplies d'argiles de décarbonatation.
Le premier compartiment est caractérisé par une végétation herbacée calcicole neutronitrophile mésophile, riche en espèces liées à un substrat lithique (*Geranium robertianum*, *Moehringia muscosa*,...) ; la végétation muscinale comporte deux groupements liés à la surface des dalles : le *Cirriphylletum vaucherii camptothecietosum* prov.(***) et le *Thyidio recogniti-Loeskeobryetum* prov.(plus humicole).

(*) y compris les "synusies" muscinales épilithiques, épiphytiques, saprolignicoles, terricoles et humicoles

(**) à l'exception significative d'un groupement épiphytique de la base des troncs de chênes, de caractère nettement calcicole (Homalio-Isothecietum à Ctenidium molluscum)!

(***) sous-association liée aux forêts mésophiles et mésoxérophiles

Le deuxième compartiment est pratiquement dépourvu de végétation herbacée (quelques fragments d'*Asplenio-Cystopteridetum* peuvent toutefois s'y installer) ; trois associations muscinales peuvent y être observées : le *Neckero-Anomodontetum*, le *Tortello-Ctenidietum*(Gams 27)St. 37, le *Thamnietum alopecuri* (dans les fissures profondes et étroites).

Le troisième compartiment supporte une végétation herbacée et muscinale très semblable à celle de la phytocoenose précédente (n°1), le substrat pédologique étant analogue.

L'importance relative de ces trois compartiments est très variable d'un endroit à l'autre. Un relevé de l'individu d'"association forestière" dans ce cas est encore plus problématique que dans le cas de l'érablière ; on est contraint de négliger l'hétérogénéité de la strate herbacée (sans parler de la strate muscinale !) et l'on peut s'interroger sur la validité des comparaisons floristiques effectuées à partir d'un échantillonnage qui ne tient pas compte de la compartimentation structurale et écologique particulièrement apparente dans le cas du lapiaz. La solution souvent adoptée (*) consiste à ne pas relever une telle végétation jugée floristiquement hétérogène : en effet il serait ici trop arbitraire d'éliminer du relevé les "éléments d'hétérogénéité" du milieu (doit-on éliminer les fissures ? les dalles ?).

N°3 : Le flanc rocheux de la doline, exposé au NE, entretient une phytocoenose très semblable à l'érablière décrite précédemment (§ 3.2, transect A). La seule différence est liée au faible développement spatial de cette phytocoenose dans le contexte de la doline, qui explique en partie le caractère fragmentaire et plus ou moins atypique des "synusies" phanérophytiques (arbustive et arborescente).
Le cortège des "synusies" herbacées et muscinales observables à ce niveau est tout à fait comparable à celui de l'érablière "typique" décrite au § 3.2 ; on peut donc considérer que ces deux phytocoenoses appartiennent à la même catégorie abstraite (coenassociation, cf.§ 4).

N°4 : Cette phytocoenose est localisée sur les colluvions argilo-caillouteuses garnissant le bas des versants de la doline.
Elle s'individualise bien par la composition des strates arbustive, herbacée et muscinale : la strate arbustive est riche en arbustes calcicoles et présente un caractère mésohygrophile (*Viburnum opulus*) ; la strate herbacée est riche en *Ornithogalum pyrenaicum*, *Mercurialis perennis* et autres espèces calcicoles, ainsi qu'en espèces hygroneutronitrophiles (*Leucojum vernum*, *Pulmonaria obscura*, etc.) ; la strate muscinale, très recouvrante, est constituée essentiellement par le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum striati loeskeobryetosum*(saxicole, calcicole, mésohygrophile et humicole) et l'*Isopterygio-Rhynchostegietum* (saxicole, calcicole, mésohygrophile et argilicole).
La strate arborescente est une chênaie pédonculée-charmaie enrichie en érable sycomore, frêne, etc.

(*) permise par la méthode d'échantillonnage sur des surfaces discontinues, choisies en fonction de critères d'homogénéité floristique et de représentativité, dont le fondement épistémologique est reconnu par tous.

N°5 : Le fond de la doline, dans lequel s'est accumulé un matériau limoneux très épais, constitue l'habitat de cette phytocoenose où l'on observe : une strate arborescente avec *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium* et *Populus tremula* ; une strate arbustive très pauvre en arbustes calcicoles, avec *Viburnum opulus* et *Lonicera periclymenum* ; une strate herbacée homogène dont la flore présente un caractère mésoneutrophile (*Luzula pilosa*, *Milium effusum*,...) et mésohygrophile (*Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*,...) ; une strate muscinale représentée essentiellement par le *Cirriphyllo piliferi-Eurhynchietum atrichetosum* prov. (humicole, mésoneutrophile, mésohygrophile).

3.4. Transect C : au niveau d'une reculée (figure 5)

Ce dernier transect (échelle approximative 1000e) présente les variations de la végétation liées à des discontinuités géomorphologiques majeures (plateau - falaise - éboulis en versant "chaud" d'une reculée), mises en évidence à l'aide de la méthode d'échantillonnage synusial linéaire. Il englobe une partie du plateau (Bois de Curon) et de la reculée de Valbois (Chassagne-Saint-Denis, altitude de la corniche 520 m).

La figure 2 représente graphiquement la somme des apparitions et des disparitions des "synusies" le long d'un transect de 150 m divisé en 30 sections de 5 m chacune (les observations ont été faites sur une largeur d'environ 20 m de part et d'autre du transect linéaire).
L'importance des discontinuités entre les phytocoenoses est estimée à partir du nombre total d'apparitions et de disparitions dans une section donnée du transect. A une distribution totalement indépendante et aléatoire des "synusies" devrait correspondre théoriquement un histogramme complètement "plat" (aucun degré de liaison entre les "synusies", apparaissant et disparaissant indépendamment les unes des autres). Or les histogrammes construits expérimentalement à partir des données du transect montrent nettement des pics séparés par des creux, faisant apparaître :

- un fort degré de liaison entre certaines "synusies" ;
- des coupures plus ou moins nettes entre les différentes phytocoenoses.

La figure 2 peut être analysée et interprétée de la manière suivante :

- un pic d'amplitude élevée encadré par deux "creux" prononcés peut indiquer une transition rapide entre deux phytocoenoses très différentes ;
- quand le pic des apparitions précède le pic des disparitions, par exemple entre 5 et 6, on peut supposer l'existence d'une zone de transition plus ou moins étendue ;
- la présence contiguë de plusieurs pics peut être interprétée soit comme une transition progressive entre deux phytocoenoses (par exemple entre 8 et 9), soit comme un "télescopage" de plusieurs phytocoenoses (par exemple entre 3 et 5) ;
- quand le nombre des apparitions-disparitions tend à s'annuler, la parcelle se situe au niveau d'une phytocoenose pure, "homogène"

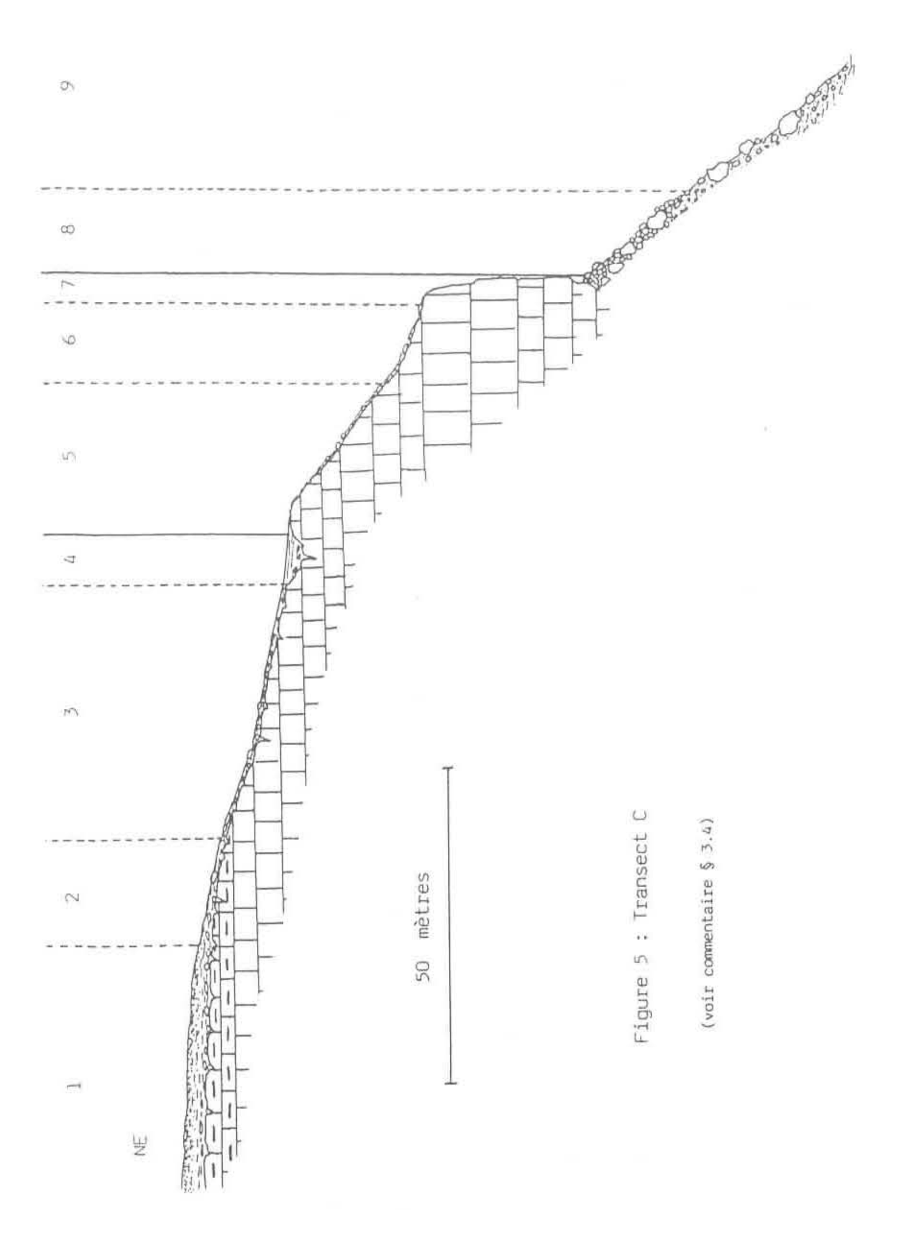


Figure 5 : Transect C

(voir commentaire § 3.4)

et complète (la quasi-totalité de ses "synusies" constitutives y est représentée et on se situe à l'écart des zones de transition) : cette représentation permet de sélectionner ainsi les emplacements des relevés de phytocoenoses ("coenorelevés") pour un échantillonnage statistique ultérieur dans un but de classification (voir § 4).

L'analyse de la figure 2 fait apparaître trois types de discontinuités dans le cas de notre exemple (*) :

1) des discontinuités très faibles, liées à l'apparition ou la disparition d'une seule "synusie" ;

2) des discontinuités plus importantes, représentées par des "pics" plus ou moins étalés selon les cas, mais concernant au moins 5 ou 6 "synusies" ;

3) des discontinuités très grandes, concernant au moins 10 "synusies".

Le premier type ne semble pas significatif de limites entre phytocoenoses : il exprime des modifications accidentelles partielles et de faible importance de la composition floristique.

Le second type me semble bien correspondre aux limites entre phytocoenoses.

Le troisième type peut être interprété comme des limites entre individus de géosigmassociations (**).

Si l'on superpose ces différentes discontinuités sur le profil topographique (transect C), on est frappé par la concordance presque parfaite entre les unités ainsi définies et les paramètres géomorphologiques.
Les deux grandes coupures du troisième type permettent de délimiter trois géosigmassociations dans cette portion de paysage, elles-mêmes subdivisées en neuf phytocoenoses (sur la base des coupures du second type) :

Le premier individu de géosigmassociation correspond au plateau et inclut ici quatre phytocoenoses distinctes :

- la phytocoenose n°1 : chênaie-charmaie-hêtraie acidocline mésophile submontagnarde sur argiles de décarbonatation et limons de plateau ;

- la phytocoenose n°2 : chênaie-charmaie-hêtraie à caractère à la fois calcicole thermoxérocline ("synusies" phanérophytiques et certaines "synusies" muscinales épilithiques) et mésoneutrophile ("synusie" herbacée), sur argiles de décarbonatation reposant sur une dalle de calcaire marneux peu profonde ;

- la phytocoenose n°3 : hêtraie-chênaie-charmaie thermoxérophile calcicole submontagnarde ("*Carici albae-Fagetum*") sur sol calcaire superficiel ;

(*) D'autres transects réalisés dans des contextes géomorphologiques différents et dans des régions naturelles différentes m'ont fourni le même type de résultats, ce qui permet d'envisager une généralisation des types reconnus ici.

(**) englobant des végétations à potentialités variées, ce qui exclut de les considérer comme des individus de sigmassociations.

- la phytocoenose n°4 : chênaie-charmaie acidocline thermophile sur une poche d'argiles de décarbonatation, ponctuelle.

Le deuxième individu de géosigmassociation correspond à la corniche et inclut trois phytocoenoses distinctes, dont une seulement est forestière (*) :

- la phytocoenose n°5 : chênaie pubescente, héliophile, thermoxérophile calcicole ("*Coronillo emeri-Quercetum*") ;

- la phytocoenose n°6 : pelouse de corniche thermoxérophile ;

- la phytocoenose n°7 : groupements rupicoles de la falaise verticale.

Le troisième individu de géosigmassociation correspond au versant "chaud" de la reculée, recouvert d'éboulis cryoclastiques, sous la falaise, et inclut deux phytocoenoses distinctes :

- la phytocoenoses n°8 : érablière-tiliaie thermoxérophile calcicole héliophile sur éboulis mobiles ("*Aceri-Tilietum*") ;

- la phytocoenose n°9 : hêtraie à tilleul et if, calcicole thermocline sur colluvions caillouteuses stabilisées en forte pente ("*Taxo-Fagetum*").

3.5. Conclusions sur les relations végétation-géomorphologie

Les trois exemples précédents nous ont permis de mettre en évidence le fait que la géomorphologie induit des discontinuités dans la végétation, et ceci à différents niveaux de perception phytoécologique :

- à l'intérieur d'une phytocoenose "globalement homogène", telle que l'érablière du transect A, au niveau des "synusies" muscinales (et herbacées dans dans une moindre mesure) épilithiques, en fonction de la microtopographie (calibre des cailloux et blocs calcaires, inclinaison du substrat, position en relief par rapport à la surface du sol, etc.) ; dans le cas de la chênaie-charmaie sur lapiaz (transect B), les discontnuités géomorphologiques affectent de façon très sensibles les "synusies" herbacées ;

- au niveau des phytocoenoses (et des "individus d'associations forestières") : les combinaisons de "synusies" changent simultanément (remplacement d'un certain nombre de "synusies" par d'autres) et de façon concomitante avec certains seuils géomorphologiques de type "stationnels" (par exemple limite extérieure d'une doline, limite entre une zone de lapiaz et une zone de plateau recouverte de terra fusca, dans le transect B) ;

- au niveau des individus de géosigmassociations : les grandes discontinuités géomorphologiques (falaise bordant un plateau calcaire par exemple) provoquent des changements encore plus importants et brutaux ; les phytocoenoses de part et d'autre de ces "accidents" du paysage n'ont que très peu de "synusies" en commun ; les grandes unités géomorphologiques ainsi délimitées (plateau, corniche, versant chaud d'une reculée) sont peuplées d'autant de géosigmassociations, elles-mêmes constituées d'une certaine combinaison de types de phytocoenoses.

(*) et encore peut-on s'interroger sur la nature "forestière" ("endogène") des chênaies pubescentes des corniches du Jura, très ouvertes, dont presque toutes les "synusies" ont un caractère "exogène" très marqué (sauf quelques "synusies" muscinales humicoles et épiphytiques) !

Ces trois niveaux de perception correspondent à des degrés de complexité croissants pour la végétation, la "synusie" étant le niveau le plus élémentaire, la phytocoenose le niveau le plus fondamental du point de vue de l'écosystème, intégrant dans un environnement transformé et entretenu par la végétation forestière elle-même un certain nombre de "synusies" relativement dépendantes les unes des autres, et la géosigmassociation dans laquelle se juxtaposent dans des unités paysagères homogènes un certain nombre de phytocoenoses fonctionnellement relativement indépendantes, pouvant appartenir à des végétations potentielles différentes.

Ces trois catégories ("synusie", phytocoenose et individu de géosigmassociation) apparaissent représenter des unités concrètes naturelles de végétation. Il est maintenant nécessaire de situer l'association, concept fondamental de la phytosociologie sigmatiste dans le cadre de la problématique liée à ces trois niveaux de perception.

4. REFLEXION SUR LES CONCEPTS

4.1. Synusie et phytocoenose

Un rapide survol historique nous permettra de faire le point sur les principales conceptions à propos des notions de synusie et de phytocoenose.

Le terme de synusie a été introduit par GAMS (1918) pour désigner une unité abstraite de végétation, définie selon des critères "écologiques" à l'intérieur d'un "district" floristique ; il distingue trois "degrés" de synusies :

- les synusies du 1er degré sont des groupements de plantes ou d'animaux appartenant à la même forme biologique et constitués essentiellement d'une même espèce ;

- les synusies du 2e degré sont des groupements dont les composants "indépendants" appartiennent à différentes espèces, mais à la même classe de forme biologique et à la même phénophase ;

- les synusies du 3e degré sont des groupements dont les composants "indépendants" appartiennent à différentes espèces, différentes formes biologiques et phénophases, mais sont reliés entre eux par une "unité stationnelle".

GAMS met en synonymie synusie de 3e degré et "association". Il insiste pour bien distinguer les unités concrètes ("Bestand" pour les synusies de 1er et 2e degré, "Siedlung" pour les "associations") et les unités abstraites correspondantes.

Beaucoup d'auteurs ont repris par la suite le terme de synusie en donnant une interprétation variable aux définitions de GAMS. La plupart en ont retenu le sens de la synusie du 2e degré.

BRAUN-BLANQUET, dans ses éditions successives de "Pflanzensoziologie" (1928 à 1964) ne retient de la synusie qu'une définition abstraite liée à une même forme biologique et une même écologie ; il néglige les affinités sociologiques et refuse de donner une individualité floristique aux synusies.

DU RIETZ (1930, 1965), par contre, reconnaît, comme GAMS, la possibilité et même la priorité d'une étude des synusies, basée sur la composition floristique (espèces dominantes et constantes).

BARKMAN (1968, 1973) distingue des synusies terrestres (différentes strates), mais aussi épiphytiques, épilithiques, et propose une définition précise du concept : "une synusie est définie comme un élément structural d'une phytocoenose liée à un habitat particulier, avec une composition floristique spécifique, formée d'espèces appartenant à la même strate et ne différant fondamentalement ni dans leur périodicité, ni dans leur mode d'exploitation de l'environnement".(*)

Bien que le terme synusie ait été appliqué par beaucoup d'auteurs à la fois dans un sens concret ou dans un sens abstrait, BARKMAN suggère de réserver ce terme pour les unités abstraites (comme GAMS d'ailleurs) et d'utiliser le terme "society" (société) pour désigner les unités concrètes (homologues de l'individu d'association) ; dans le présent article, je n'ai pas suivi cette recommandation de BARKMAN qui me paraît embrouiller encore davantage une terminologie déjà très confuse, le terme "society" ayant été souvent employé dans un sens très différent (généralement/subdivision de la synusie caractérisée par une espèce dominante).

Contrairement à celle de BRAUN-BLANQUET, la définition de BARKMAN utilise des critères concrets et analytiques, les "societies" étant des unités "objectives", spatialement distinctes. Elle apparaît donc moins artificielle et plus opérationnelle.

Il faut signaler également l'utilisation restrictive et à mon avis erronée du terme "synusie" par beaucoup de phytosociologues comme synonyme de "strate" ou de "phénophase", ce qui ajoute encore à la confusion et qui restreint aujourd'hui les possibilités d'utilisation d'un concept pourtant fructueux.

La phytocoenose pose, semble-t-il, moins de problèmes de définition. GAMS (1918) adapte la notion de "biocoenose" du zoologiste MOEBIUS à la phytosociologie dans le sens concret d'une communauté végétale localisée à l'intérieur d'une "unité topographique" (station) définie.

Le terme de phytocoenose sera utilisé par de nombreux auteurs (DU RIETZ, 1930 ; SUKACHEV, 1954 ; BARKMAN, 1973, etc.), toujours dans un sens concret et pour désigner une communauté complexe regroupant différentes unités élémentaires - les synusies - au sein d'un "milieu végétal spécifique".

GUINOCHET (1973, p.9) affirme : "Toute surface de végétation est forcément formée d'un assemblage d'individus d'associations de plusieurs associations, assemblage qui représente une phytocénose".

GUINOCHET semble ici mettre en synonymie "synusie" et individu d'association, ce qui m'amène à envisager le problème de la place de l'association dans le cadre de ces conceptions, essentiellement fondées sur des bases concrètes (analytiques).

(*) BARKMAN (1973), p. 452

4.2. Association forestière et association cryptogamique

Les plus grandes divergences concernent en effet la notion même d'association, ou plutôt la définition de l'individu d'association.

A l'origine de la phytosociologie sigmatiste (avant 1915), il semble bien que l'association, comprise dans un sens concret ou abstrait, inclut la totalité des espèces végétales d'une phytocoenose.

Par la suite, on a restreint la définition, grâce à l'affinement du concept et des méthodes.

Prenons le cas d'une phytocoenose forestière, telle que nous l'avons définie empiriquement à partir des exemples du § 3.

Très tôt, les phytosociologues de l'Ecole de BRAUN-BLANQUET vont inclure dans la notion d'"association forestière" l'ensemble des végétaux enracinés dans le sol à l'intérieur de la phytocoenose, et en exclure les communautés "spécialisées" liées à des microbiotopes (épiphytes, épilithes). Des critères taxonomiques et biologiques seront parfois utilisés pour restreindre la liste des espèces constitutives de l'association. Par exemple, on remarquera une tendance générale de plus en plus marquée à écarter les cryptogames (champignons, algues, bryophytes, lichens) du relevé, en les considérant comme participant à des associations cryptogamiques "dépendantes" ou "indépendantes" (BRAUN-BLANQUET, 1964 ; GUINOCHET, 1973).

L'attitude "orthodoxe", qui prévaut encore aujourd'hui, est illustrée par la mise au point de TÜXEN, Von HÜBSCHMANN et PIRK (1957) :

- les cryptogames du sol forestier ("Waldboden Moose") font partie de l'individu d'association forestière et sont relevées avec les phanérogames ;

- les groupements cryptogamiques liés à des "biotopes particuliers" (rochers, etc.) et "qui peuvent se rencontrer en dehors de la forêt" n'appartiennent pas à l'association forestière et constituent des associations séparées, "indépendantes" ;

- les groupements cryptogamiques liés à la forêt, mais dans des microbiotopes particuliers (épiphytes, saprolignicoles) forment des associations "dépendantes", à séparer de l'association forestière.

En opposition à l'attitude "orthodoxe" de BRAUN-BLANQUET et son Ecole, LIPPMAA (1933, 1935), dans sa théorie des "associations unistrates", affirme, avec des arguments plus ou moins convaincants, la nécessité de considérer les synusies (liées à des strates ou des microbiotopes distincts) comme les véritables associations. Après les recommandations du 6e Congrès International de Botanique d'Amsterdam en 1935, où sa théorie fut rejetée, il préférera (LIPPMAA, 1939) appeler ses "associations unistrates" unions, classées dans un système parallèle à celui des associations, suivant en cela les propositions de DU RIETZ et GAMS.

BARKMAN (1973) considère la phytocoenose (ou la "microcoenose") dans son ensemble comme l'individu d'association de l'Ecole de BRAUN-BLANQUET. C'est également l'opinion de WESTHOFF et MAAREL (1973).

Le point de vue de GUINOCHET (1973) est différent : selon cet auteur,

la phytocoenose regroupe plusieurs individus d'associations différentes : un individu d'association forestière, essentiellement phanérogamique "abrite" plusieurs individus d'associations cryptogamiques "dites dépendantes"(*), dont l'assemblage constitue la phytocoenose.
GUINOCHET (op. cit., p.11) est très explicite sur ce point : "Ainsi, nous retiendrons deux unités "concrètes", l'individu d'association et la phytocoenose, correspondant à deux niveaux de complexité d'organisation". Et plus loin (p.123), il écrit : "Pour nous, la description des phytocoenoses, zoocoenoses, biocoenoses doit être établie en termes de listes d'associations végétales et (ou) animales constituantes, comme l'est celle des individus d'association par le relevé des espèces".

Toutefois, contrairement à ce qu'il laisse suggérer (p.10), GUINOCHET ne considère pas les "synusies" telles que nous les avons définies comme analogues aux "individus d'associations" (sens concret) ou aux "associations" (sens abstrait).
Sa définition de l'individu d'association ressemble beaucoup plus à ce que BARKMAN (1973) appelle "taxocoenose"(**), i.e. une fraction taxonomique d'une phytocoenose. Cette division entre associations phanérogamiques, lichéniques, bryophytiques, fungiques, etc., très répandue dans la littérature phytosociologique sigmatiste, me paraît artificielle, même si elle est "bien commode". BARKMAN (op. cit.) considère, avec raison, que les taxocoenoses ne doivent pas être confondues avec les phytocoenoses, et ne peuvent pas être considérées comme des éléments "naturels" des phytocoenoses ; elles ne constituent, selon lui, qu'une étape provisoire - liée à des difficultés pratiques bien connues - dans l'étude des biocoenoses.

Ainsi il apparaît que, pour la phytosociologie sigmatiste actuelle (***), la notion d'association n'est pas située par rapport au niveau de complexité de la végétation. Le même concept est appliqué pour des communautés très simples, homogènes, unistrates (parfois même monospécifiques : synusies du 1er degré de GAMS, 1918) et à des communautés complexes, pluristratifiées, correspondant - particulièrement dans le cas des forêts - à des fractions taxonomiques (phanérogames) ou/et écologiques des phytocoenoses.

4.3. Systèmes biocoenologiques et systèmes synusiologiques

La principale force de la phytosociologie sigmatiste réside dans son utilisation de la classification hiérarchique. Cet aspect synthétique est tellement fondamental qu'il peut faire oublier l'aspect analytique, qui me paraît tout aussi important, sinon plus par ses implications irréversibles.

Situons rapidement le problème théorique : la végétation naturelle, telle qu'on peut l'étudier sur le terrain, apparaît composée d'unités structurales concrètes, plus ou moins complexes et emboîtées, séparées par des seuils d'hétérogénéité qui s'observent à différents niveaux de perception. Selon le niveau auquel on se place et que l'on juge fondamental, ces unités structurales pourront correspondre soit à des populations (synusies du 1er degré de GAMS), soit à des "synusies" (sensu BARKMAN, 1973), soit à des phytocoenoses (sensu GUINOCHET, 1973).

(*) GUINOCHET critique cette notion de dépendance

(**) terme du à Van der MAAREL (1965)

(***) si on se réfère aux conceptions les plus récentes, par exemple GEHU & RIVAS-MARTINEZ (19

L'individu d'association, comme nous l'avons vu, pourra se situer, selon le type de végétation considéré, à l'un ou l'autre de ces niveaux de perception.

Ainsi, chaque catégorie d'unités structurales pourra, théoriquement, servir de base à la construction de synsystèmes phytosociologiques.
GAMS (1918) propose deux systèmes de classification des unités de végétation :

- un système "synusiologique" = classification des synusies de 1er et 2e degrés ;

- un système "biocoenologique" = classification des synusies de 3e degré ("associations") et biocoenoses ;

DU RIETZ (1930) donne une structuration très précise, mais compliquée, des concepts, avec deux systèmes hiérarchiques indépendants, l'un pour les synusies (socion, consocion,...), l'autre pour les phytocoenoses (sociation, consociation,...).

Le Congrès d'Amsterdam de 1935 adoptera une structuration simplifiée à partir du modèle de DU RIETZ :

Suffixe nomenclatural	PHYTOCOENOSES	SYNUSIES
-ion	Alliance	Fédération
-etum	Association	Union
-	Sociation	Société

Désormais, les phytosociologues vont se répartir de ce point de vue selon deux tendances :

- d'un côté les "synusiologistes", privilégiant l'étude des synusies et utilisant le système basé sur les "unions" ; il s'agit pour la plupart de phytosociologues des Pays scandinaves ou des Pays de l'Est ; certains sont issus de l'Ecole sigmatiste (LIPPMAA, BARKMAN, WILMANNS) ; parmi les autres, citons par exemple GAMS, DU RIETZ, CAIN, WALDHEIM, SJÖGREN ;

- de l'autre les "phytocoenologistes", se réclamant pour la plupart de l'Ecole sigmatiste "orthodoxe" et critiquant l'approche synusiale en faisant valoir, après GLEASON (1936), que les strates sont reliées entre elles par de forts liens dynamiques, génétiques et écologiques et qu'elles sont donc "inséparables" ; ils étudient essentiellement la végétation phanérogamique des phytocoenoses et décrivent des associations ; parmi eux, quelques uns (par exemple VON HÜBSCHMANN, PHILIPPI) se sont penchés sur le problème des associations cryptogamiques (sans parler des "spécialistes" exclusifs de ces groupements).

Quelques rares travaux ont tenté de caractériser les "associations forestières" (précédemment décrites) à partir de combinaisons d'"unions" (CAIN & PENFOUND, 1938 ; CAIN & SHARP, 1938 ; ROACH, 1952 ; WILMANNS, 1962 ; BARKMAN, 1973).

Par ailleurs, il est très intéressant de constater comment l'infléchissement des concepts de base de la phytosociologie sigmatiste tend à rapprocher aujourd'hui de plus en plus la notion d'"association" de celle de "synusie", conséquence de l'affinement méthodologique au niveau analytique (GEHU, 1980) et synthétique (WESTHOFF, 1967 ; DE FOUCAULT, 1984).

4.4. Propositions de structuration des concepts de base

Je n'ai pas la prétention de donner ici une structuration "définitive" des concepts de la phytosociologie, mais plus modestement d'apporter un point de vue concret et analytique à un problème qui se pose avec acuité, à savoir la cohérence d'un système de classification phytosociologique indépendant du niveau de perception auquel on se place.

Malgré la profusion des concepts, dont les § précédents n'ont donné qu'un aperçu très partiel et simplifié, un seul est reconnu unanimement par les phytosociologues sigmatistes, c'est le concept d'association.

Sa définition, en tant qu'unité abstraite de classification, a été à maintes reprises discutée, elle est aujourd'hui unanimement acceptée ; j'exprimerai cette définition par la formule suivante :

L'association est une unité abstraite définie par une combinaison originale d'espèces (ensemble spécifique normal de GUINOCHET) partagée statistiquement par l'ensemble des individus d'association à partir desquels elle est décrite.

Cette définition purement floristique (et statistique) suffit : les caractères de l'association (dynamique, écologie, structure, chorologie,...) sont des propriétés qui n'ont pas à entrer dans sa définition.

Si l'association est une notion abstraite et synthétique, l'individu d'association, par contre, est une notion concrète et analytique à laquelle il est nécessaire de donner une définition intrinsèque. A mon avis, c'est l'absence de définition intrinsèque de l'individu d'association (toujours défini par rapport à l'association) qui explique le manque de cohérence du système phytosociologique.

Contrairement à l'association, l'individu d'association ne peut être défini uniquement à partir de critères floristiques : BARKMAN (1968)(*) et GOUNOT (1969)(**), entre autres, ont bien montré que la question de l'homogénéité floristique (comme l'homogénéité écologique) était avant tout une question d'échelle.

(*) p.47 : "Vegetation generally consists of a compound, intricate pattern of different scales. The question arises which should be the smallest scale (finest pattern) that is still to be regarded as heterogeneous."

(**) p.34 : "Du point de vue théorique, la définition d'une communauté homogène sur une base purement floristique n'est pas possible dans le cas général sans un choix arbitraire de l'échelle d'observation."

GUINOCHET (1973) semble considérer l'individu d'association comme une combinaison d'espèces et non d'individus ; il en fait ainsi une abstraction, ce qui me semble épistémologiquement critiquable : en effet si le relevé floristique est effectivement déjà une abstraction (car formé d'une liste d'entités abstraites, les espèces), il ne saurait en être de même pour l'individu d'association, tout au moins si on lui reconnaît une quelconque nature concrète. Dans ce cas, il est préférable de le considérer comme combinaison d'individus, ou plutôt de populations.

La question du choix de l'échelle d'observation (du "niveau de perception phytoécologique") est fondamentale, nous l'avons vu à propos des exemples traités dans le § 3. Je pense que cette échelle doit être adaptée à l'espace vital des végétaux et satisfaire deux conditions :

- être strictement supérieure à l'échelle correspondant à la sociabilité des espèces, i.e. au niveau structural des populations ;
- être inférieure ou égale à l'échelle correspondant au niveau où apparaissent les discontinuités entre phytocoenoses.

Cette échelle d'observation intermédiaire entre celle de la population et celle de la phytocoenose est toute désignée : c'est l'échelle d'observation des "synusies", correpondant au niveau de complexité le plus faible après celui des populations.

Ayant précisé les objets constituant l'individu d'association (les populations), ainsi que le niveau de perception ("synusie"), il nous reste à envisager les critères analytiques de délimitation de cette unité concrète.

On se basera de façon privilégiée sur la structure (horizontale et verticale, formes biologiques) et la composition floristique ; on tiendra compte du stade de développement des individus, ainsi que de leur mode d'exploitation de l'environnement (aspects spatiaux et saisonniers) ; les paramètres écologiques seront appréhendés globalement, en fonction du "domaine de sensibilité écologique" des végétaux concernés. Ces critères sont déjà de plus en plus utilisés dans la délimitation des individus d'association dans la plupart des milieux (à l'exception remarquable des forêts!).

J'en arrive à la définition suivante de l'individu d'association :

Un individu d'association est une unité concrète formée de l'assemblage de populations (ou d'individus) regroupés spatialement et temporellement dans un même compartiment structural et écologique à l'intérieur d'une phytocoenose (ou d'une biocoenose) et ne différant pas fondamentalement dans leur mode d'exploitation de l'environnement.

On voit que la définition de l'individu d'association proposée est proche de celle de la synusie donnée par BARKMAN (1973). L'application de cette définition aux forêts remet en cause l'"association forestière", tout au moins en tant qu'association, et privilégie l'analyse séparée des différentes unités structurales (et écologiques) intraforestières (strates arborescente, arbustive, herbacée, muscinale, communautés "cryptogamiques" épiphytiques, épilithiques, épigéiques,...) qui, comme on l'a vu, diffèrent fondamentalement dans leur perception du milieu et en particulier de la géomorphologie qui nous intéresse plus particulièrement ici.

De la même façon, on peut définir la phytocoenose comme une unité concrète formée de l'assemblage d'individus d'associations (ou "synusies") regroupés spatialement au sein d'un même écosystème et liés plus ou moins fortement les uns aux autres par des relations d'interdépendance écologique et dynamique.

Je propose de nommer coenassociation le concept équivalent à la notion concrète de phytocoenose, correspondant au deuxième niveau fondamental d'analyse de la végétation selon la méthode phytosociologique. On peut la définir ainsi :

Une coenassociation est une unité abstraite définie par une combinaison originale d'associations partagée statistiquement par l'ensemble des phytocoenoses à partir desquelles elle est décrite.

Association et coenassociation sont deux unités abstraites pouvant servir de base à deux systèmes parallèles de classification hiérarchique. Les syntaxons (association, alliance, ordre, classe) et les coenotaxons (coenassociation, coenalliance, coenordre, coenoclasse) sont définis exclusivement sur des bases "floristiques" (comparaison statistique de listes d'espèces pour les syntaxons, d'associations pour les coenotaxons).

A un niveau de perception encore supérieur, il est possible d'adapter les définitions des sigmassociation et géosigmassociation en considérant que les individus de sigmassociation (1) et de géosigmassociation (2) sont des unités concrètes formées de l'assemblage de phytocoenoses regroupées spatialement dans une même "tesela" (isopotentialité)(1), ou dans une même grande unité géomorphologique (2).
Selon les régions considérées, il sera plutôt intéressant d'étudier l'une ou l'autre de ces deux unités ; dans notre dition, il semble que la géosigmassociation soit l'unité la plus opérationnelle (les potentialités étant très nombreuses et souvent difficiles à établir ou démontrer).

Comme nous l'avons vu, les "individus d'association forestière" correspondent à des parties de phytocoenoses formées essentiellement de leurs éléments phanérogamiques ("taxocoenoses") et épurées arbitrairement de leurs éléments épiphytiques, épilithiques, etc. On ne peut donc assimiler l'association forestière (combinaison d'espèces) à une coenassociation (combinaison d'associations). Cependant, les limites de l'individu d'association forestière semblant se superposer généralement à celles de la phytocoenose (voir transect C par exemple), on peut considérer l'"association forestière" comme une représentation approximative, partielle et provisoire de la coenassociation (*).
On peut d'ailleurs proposer une nomenclature pour les coenassociations formée si possible à partir du nom de l'association forestière qui lui correspond (exemple : "*Aceri-Tilioccoenetum*").

La structuration proposée repose donc sur le parallélisme entre degré de complexité des objets concrets étudiés et niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes. En effet, ces unités abstraites sont définies par intégration à partir des unités de niveau directement inférieur. Tous les niveaux d'intégration sont théoriquement hiérarchisables.

(*) En toute rigueur, une coenassociation est définie par la totalité des associations végétales (y compris groupements de champignons, algues, etc.) ; dans la pratique, il semble provisoirement qu'une définition suffisante puisse être donnée à partir de l'information fournie par les différentes strates phanérogamiques et les groupements "bryolichéniques".

OBJETS CONCRETS	UNITES ABSTRAITES	ELEMENTS DU SYSTEME DE CLASSIFICATION
Population	Espèce	Taxons
Individu d'association	Association (*-etum*)	Syntaxons
Phytocoenose	Coenassociation (*-coenetum*)	Coenotaxons
Individu de sigmassociation	Sigmassociation (*-sigmetum*)	Sigmataxons
Individu de géosigmassociation	Géosigmassociation (*-geosigmetum*)	Géosigmataxons

INTEGRATION ↓

HIERARCHISATION →

5. CONCLUSION

Il est encore trop tôt pour mesurer les avantages et les inconvénients de la structuration proposée ici, notamment au niveau de la définition de l'individu d'association et de ses répercussions sur le synsystème.

Je me contenterai de souligner un aspect qui touche directement au thème de ce Colloque : la possibilité d'appréhender de façon optimale les relations entre la végétation et son milieu, et ceci à tous les niveaux de perception phytoécologique. L'exemple de la géomorphologie est particulièrement démonstratif :

- les effets de la microtopographie seront étudiés au niveau des associations muscinales et herbacées ;
- les effets de la topographie à une échelle moyenne (échelle de la "station") seront étudiés au niveau des associations et surtout des coenassociations ;
- les effets de la topographie à l'échelle du paysage (grandes unités géomorphologiques) seront étudiés au niveau des coenassociations et des géosigmassociations.

Il est possible d'aller au-delà et de définir des "complexes de géosigmassociations" au niveau d'une région naturelle, par exemple, etc.
Il faut toutefois être conscient qu'une telle démarche inductive et "intégratrice" nécessite, quelque soit le niveau choisi, une connaissance préalable des niveaux inférieurs : on ne pourra effectivement envisager la description des géosigmassociations que si l'on a préalablement réalisé l'inventaire floristique et phytosociologique complet de la dition.

Ceci peut paraître une lourde contrainte, cependant on peut être sûr que l'information intégrée de cette manière dépassera de très loin celle de n'importe quelle autre méthode plus "directe", les avantages compensant largement les inconvénients.

BIBLIOGRAPHIE

BAILLY G., 1982 - Pré-étude pour l'établissement des catalogues des stations forestières de la zone des feuillus (plaine et premier plateau du Jura) de Franche-Comté. Non pub. Laboratoire de Phytosociologie, Besançon.

BARKMAN J.J., 1968 - Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. In "Pflanzensoziologische Systematik", ed. R. TÜXEN, Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, Stolzenau/Weser, 1964 : 21-53

BARKMAN J.J., 1973 - Synusial approaches to classification. In "Ordination and classification of communities", ed. R.H. WHITTAKER, Handbook of Vegetation Science, Part V, W. Junk, The Hague : 435-491

BEGUIN C., 1970 - Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. Thèse Université Neuchâtel, 191 p.

BEGUIN C., HEGG O., 1975 - Quelques associations d'associations (sigmassociations) sur les anticlinaux jurassiens recouverts d'une végétation naturelle potentielle (essai d'analyse scientifique du paysage). Doc. phytosoc., 9-14 : 9-18

BEGUIN C., HEGG O., 1976 - Une sigmassociation remarquable au pied du premier anticlinal jurassien. Doc. phytosoc., 15-18 : 15-24

BRAUN-BLANQUET J., 1964 - Pflanzensoziologie : Grundzüge der Vegetationskunde. Dritte Auflage. Springer, Vienne-New York, 865 p.

CAIN S.A., PENFOUND W.T., 1938 - Aceretum rubri : the red maple swamp forest of Central Long Island. Amer. Midl. Nat., 19,2 : 390-416

CAIN S.A., SHARP A.J., 1938 - Bryophytic Unions of Certain Forest Types of the Great Smoky Mountains. Amer. Midl. Nat., 20, 2 : 249-301

DUBURGUET J., GILLET F., 1985 - Catalogue des stations forestières des plateaux calcaires du Doubs. Non pub. Besançon.

DU RIETZ E.G., 1930 - Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. Abderhalden, Hdb. biol. Arb. meth., Berlin, 11, 5 : 293-480

DU RIETZ E.G., 1965 - Biozönosen und Synusien in der Pflanzensoziologie. In "Biosoziologie", ed. R. TÜXEN, Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, Stolzenau/Weser, 1960 : 23-42

FOUCAULT B. de, 1984 - Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse Univ. Rouen. 675 p.

GAMS H., 1918 - Prinzipienfragen der Vegetationsforschung : Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vjschr. naturf. Ges. Zürich, 63 : 293-493

GEHU J.& J.M., 1978 - Essai sur les Synassociations forestières du Jura français moyen. In "Assoziationskomplexe (Sigmeten)", Red. R. TÜXEN, Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, Rinteln, 1977 : 179-187

GEHU J.M., 1980 - La Phytosociologie d'aujourd'hui. Méthodes et orientations. Notiz. Soc. ital. Fitosoc., 16 : 1-16

GEHU J.M., RIVAS-MARTINEZ S., 1981 - Notions fondamentales de Phytosociologie. In "Syntaxonomie", red. H. DIERSCHKE, Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, 1980 : 5-33

GEHU J.M., RICHARD J.L., TUXEN R., 1972 - Compte-rendu de l'Excursion de l'Association Internationale de Phytosociologie dans le Jura en juin 1967. Doc. phytosoc., 2 : 1-34, 3 : 1-50

GILLET F., MICHALET R., 1984 - Etude phytosociologique du Vallon de Valbois. Bull. Univers, Besançon, 13 : 7-19

GLEASON H.A., 1936 - Is the Synusia an Association ? Ecology, 17, 3 : 444-451

GOUNOT M., 1969 - Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson, Paris, 314 p.

GUENAT C., 1980 - Contribution à l'étude de la typologie des stations forestières de quelques forêts su Premier Plateau du Jura. D.E.A. agro-éco-pédologie, Besançon.

GUINOCHET M., 1973 - Phytosociologie. Coll. d'Ecologie, Masson, Paris, 227 p.

IMCHENETZKY A., 1926 - Les associations végétales de la partie supérieure de la vallée de la Loue. Thèse Univ. Besançon.

LIPPMAA T., 1933 - Grundzüge der pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands. Acta Inst. Horti bot. Tartu., 3, 4 : 1-169

LIPPMAA T., 1935 - Une analyse des forêts de l'île estonienne d'Abruka (Abro) sur la base des associations unistrates. Acta Inst. Horti bot. Tartu., 4, 1/2, art. 5 : 1-97

LIPPMAA T., 1939 - The unistratal concept of plant communities (the unions). Amer. Midl. Nat., 21 : 111-145

MAAREL E. van der, 1965 - Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaften und Molluskenfauna. In "Biosoziologie", ed. R. TÜXEN, Ber. Int. Symp. Vegetationskunde, Stolzenau/Weser, 1960 : 184-198

MOOR M., 1952 - Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. Mat. Levé géobot. Suisse, Berne, 31 : 1-201

RICHARD J.L., 1970 - La végétation des crêtes rocheuses du Jura. Beit. Schweiz. Bot. Veg., 82, 1 : 68-112

RICHARD J.L., 1975 - Les groupements végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). Mat. Levé géobot. Suisse, Berne, 57 : 1-71

ROACH A.W., 1952 - Phytosociology of the Nash Crater lava flows, Linn County, Oregon. Ecol. Monogr., 22 : 169-193

SCHMITT A., GAIFFE M., 1980 - Végétation et sols des forêts de la haute vallée du Doubs entre Mouthe et Pontarlier (Jura central). Publi. C.U.E.R., Besançon, 3 : 85-111

SUKACHEV V.N., 1954 - Quelques problèmes théoriques de la phytocénologie. In "Essais de Botanique", ed. Acad. Sci. U.R.S.S., Moscou-Leningrad, 1 : 310-330

TRONCHET A., 1955 - Paysages botaniques et groupements végétaux du Jura central. Ann. sci. Univ. Besançon, 2, Bot., 6 : 19-44

TÜXEN R., 1973 - Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. Acta Bot. Acad. Sci. Hungaricae, 19, 1-4 : 379-384

TÜXEN R., HÜBSCHMANN A. von, PIRK W., 1957 - Kryptogamen- und Phanerogamen-Gesellschaften. Mitt. flor.-soz. Arb. Gemein., Stolzenau/Weser, N.F. 6/7 : 114-118

WESTHOFF V., 1967 - Problems and use of structure in the classification of vegetation. The diagnostic evaluation of structure in the Braun-Blanquet system. Acta bot. neerl., 15 : 495-511

WESTHOFF V., MAAREL E. van der, 1973 - The Braun-Blanquet approach. In "Ordination and classification of communities", ed. R.H. WHITTAKER, Handbook of Vegetation Science, Part V, W. Junk, The Hague : 617-726

WILMANNS O., 1962 - Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. Beitr. naturk. Forschung Südwestdtl., 21, 2 : 87-164

DISCUSSION

S. PIGNATTI. - Je trouve fort intéressant votre démonstration de l'existence de discontinuités dans un gradient plus ou moins continu . C'est une bonne démonstration du fondement logique de la Phytosociologie. Je vous suggère d'utiliser la formule de SHANNON et vérifier si en correspondance de ces discontinuités il y a une augmentation de l'entropie.

Le mot "perception" me semble clair , mais il donne une image trop humanisée de la plante, il vaut peut-être mieux employer le mot "sensibilité".

La critique du concept "d'individu d'association" est logique, mais vouloir changer la signification d'un mot scientifique, utilisé dans un sens déterminé depuis une cinquantaine d'années peut prêter à confusion. Il vaut mieux proposer un mot nouveau.

F. GILLET. - J'entends par "perception écologique" non pas la perception "analytique" des différents paramètres écologiques telle que peut l'appréhender l'écologiste mais plutôt la sensibilité globale vis-à-vis du milieu par le végétal, qui dépend de son "espace vital"

J.-M. GEHU. - La définition que vous donnez de l'association (abstraite) peut en fait s'appliquer à n'importe quel niveau de la hiérarchie syntaxonomique. Par ailleurs je ne vois pas de définition vraiment explicite qui n'évoque les "propriétés" des objets étudiés, en phytosociologie comme en physicochimie !

Le synsystème me paraît, quant à moi, cohérent, même du point de vue structural que vous évoquez puisque l'énumération des classes de végétation y est justement faite selon la complexité structurale croissante des groupements, des associations monostrates aux associations pluristrates.

Il me semble en outre y avoir une réelle ambiguïté dans l'emploi actuel du terme de phytocoenose qui désigne selon les auteurs tantôt un syntaxon pluristrate (hétérogénéité dite verticale), tantôt une micro-mosaïque de syntaxons ou de fragments de ceux-ci (hétérogénéïté horizontale), quant il ne s'agit des 2 cas tout à la fois.

Vos propositions, malgré l'intérêt de la réflexion faite, me paraissent dangereuses et devoir entraîner plus d'inconvénients que d'avantages, notamment par l'introduction de paliers systématiques supplémentaires. Toute l'information "synusiale" et "phytocoenotique" existe déjà dans les

associations classiques pluristrates, à condition d'être établies par une analyse fine et correcte, et dans les sigmetum bien circonscrits, sans qu'il soit nécessaire de compliquer autant.

F. GILLET. - Il faut bien distinguer la définition de l'association concept abstrait qui fait intervenir uniquement une combinaison originale d'espèces (définie sur des bases purement floristiques et statistiques) et la définition de l'individu d'association , objet concret formé de l'assemblage de populations et qui ne peut pas être délimité selon les critères uniquement floristiques : on est obligé de faire intervenir des critères structuraux, dynamiques, "écologiques", etc... et je pense qu'il faut se fixer une échelle de complexité donc niveau de "perception" le plus fin et précis possible, c'est-à-dire celui de la "synusie"

A propos de la sigmassociation, les individus de sigmassociation, dans l'exemple choisi, se superposaient aux phytocoenoses (représentant chacune une végétation potentielle). Les individus de géosigmassociation, par contre, apparaissent clairement définis par la méthode utilisée et correspondent à des unités géomorphologiques au niveau paysager.